

Gerald Langner

JAKSOLLISEN SIGNAALIN AIKA-ANALYYSI KUULOJÄRJESTELMÄSSÄ: SÄVELKORKEUDEN, SOINTIVÄRIN JA HARMONISUUDEN HERMOVASTEET¹

Tiivistelmä

Puheen ja musiikin monet akustiset signaalit ovat harmonisia² ääniä. Spektrin kannalta harmoniset äänet koostuvat pohjasävelestä ja yläsävelistä, kun taas ajan näkökulmasta kyse on jaksollisista signaaleista. Täten kuulojärjestelmä erittelee harmoniset äänet sekä yläsävelten että ajallisen keston perusteella. Spektrin analysointi tapahtuu sisäkorvan simpukassa, kun taas aika-analyysi tapahtuu ensin kuuloaivoringossa. Samalla aivokuoren kuulokeskus vertailee harmonisten äänten perustajuuksia ja yläsäveliä toisiinsa vastaavuus- eli korrelaatioprosessin (jaksollisuusanalyysin) avulla. Taajuus- ja jaksollisuusanalyysin yhdistelmänä keskiaivojen alakukkulassa (Inferior Colliculus, IC) ja kuuloaivokuorella syntyy sointivärien ja sävelkorkeuksien avaruudellisesti toisiinsa nähden suorakulmassa olevia hermokarttoja. Hermosolujen jaksoanalyysi tarjoaa selityksen kyvyillemme tajuta sävelkorkeuksia sekä kuulokeskuksemme luonnolliselle mieltymykselle suosia musiikin harmonisia suhteita. Jaksollisten signaalien vastaavuuksien (korrelaatioiden) tulkinnat näkyvät hetkessä kuulokeskiaivojen alakukkulassa (IC) niin kutsutun kampasuotimen hermosoluissa ja vastaavissa avaruudellisissa mallivasteissa [kuva 9]. Keskenään samankaltaisten mallien avulla hermosolut tekevät päätelmiä äänien spektrien harmonisesta sukulaisuudesta. Keskiaivoissa sijaitsevan kuulojärjestelmän osan alakukkulassa (IC) syntyy yksiselitteinen vaste sävelkorkeudelle, koska alakukkula saa toimintaa estävää tasatahtista palautetta kuulovempeleen³ vatsanpuoleisesta⁴ tumakkeesta, joka anatomiselta rakenteeltaan ja toimintaperiaatteeltaan vastaa musiikkipsykologien tuntemaa sävelkorkeusspiraalaa [kuva 12].

- 1 Artikkelin on julkaistu saksaksi lehdessä *Zeitschrift für Audiologie*, Vol. 46 No. 1, s. 8-21 nimellä *Die zeitliche Verarbeitung periodischer Signale im Hörsystem: Neuronale Repräsentation von Tonhöhe, Klang und Harmonizität*. Käännös kuvineen julkaistaan tässä kirjoittajan luvalla. Alaviitteet ja hakasulkumerkinnot ovat suomentajan lisäämiä. Muuten käännöksen ulkoasu noudattaa painoasua myöten alkuperäistä (toim. huom.). Langner työskentelee Darmstadtin teknisessä yliopistossa Saksassa ja on tutkinut hyvin pitkään ennen kaikkea nisäkkäiden (myös ihmisen) kuulokeskuksen toimintaperiaatteita. Hänen yhteystietonsa ovat: Prof. Dr. Gerald Langner, Technische Universität Darmstadt, Abteilung für Neuroakustik, Institut für Zoologie, Schnittspahnstrasse 3, 64287 Darmstadt. Kotisivu: <http://neuro.bio.tu-darmstadt.de/langner/langner.html>
- 2 *Harmonia* tarkoittaa 'säännönmukaisuutta', 'säännöille pohjautuvaa' ja 'yhdessä soivaa'. *Harmonisuus* edellyttää musiikissa muuttumatonta jaksollisuutta. Äänksen nimitys *harmonic* tuleekin siitä, että jokainen äänes toteuttaa samaa matemaattista sääntöä, jonka mukaan yläsävel on pohjasävelen kokonaisluvullinen kerrannainen ja siis siniaalto.
- 3 Moitteista huolimatta *Lemnisca lateralis* käännetään tässä sanalla *kuulovemmel*. Vemmel on vanha itämeren-suomalainen sana, joka tarkoittaa 'kaarelle taivutettua' esinettä.
- 4 Anatomisista paikkamääreistä tässä kirjoituksessa esiintyviä ilmauksia ovat mm. oikean- ja vasemmanpuoleinen, sivulla (lateral) ja keskellä (medial) sijaitseva sekä selänpuoleinen (dorsal) ja vatsanpuoleinen (ventral).

Johdanto

Luonnontieteissä on Pythagoraasta (500-luku eKr.) alkaen ollut periaatteena etsiä ilmiöiden takaa matemaattisia lakeja. Tämän seurauksena oltiin aiemmin sitä mieltä, että musiikin harmoniset säännöt pohjautuvat sävelvälien murto- ja kokonaislukuille pohjautuville lukusuhteille. Tarinan mukaan Pythagoras tajusi tämän kuunnellessaan pajasta kuuluvien vasaraniskujen synnyttämiä yhteissointuja. Hänen kerrotaan sittemmin todistaneen oivalluksensa yksikielisen monokordin avulla: sävelten väliset intervallit selittyvät kokonaislukujen välisillä suhteilla. Säännönmukaisissa suhteissa olevat intervallit vastaavat pienten kokonaislukujen mukaisia kielenpituuksia. Nämä tieteenhistorian ehkäpä ensimmäiset kokeelliset havainnot perustuivat ihmisen kuulojärjestelmän kykyyn tunnistaa jokseenkin vaivattomasti säännönmukaiset intervallit. Pythagoraalle tässä oli todiste siitä, että ihmismielen rakenne nousee samoista matemaattisista lukusuhteista kuin itse luonto. Vaikka sävelkorkeuksien havainnointikyky oli mysteeri jo luonnontieteen synnyn alkuhetkillä, se on — toisin kuin moni muu ongelma — säilynyt mysteerinä omaan aikaamme asti. Tälläkin hetkellä eri tutkimusaloja ja ajatussuuntia edustavat tiedemiehet tarjoavat ongelmaan varsin erilaisia ratkaisumalleja. — Käsillä oleva artikkeli antaa neurofysiologisten perusteiden avulla tälle luonnontieteen ongelmalle selityksen, joka asettuu hämmästyttävän lähelle Pythagoraan jo 2.500 vuotta sitten esittämää teoriaa kokonaislukujen keskeisyydestä melodiassa.

Sävelkorkeus on harmonisten eli jaksollisten äänten keskeinen ominaisuus. Käsite *jaksollinen* [periodisch] tarkoittaa äänen säännönmukaista aaltomuotoa ja käsite *harmoninen* [harmonisch] tarkoittaa äänen sellaista rakennetta, joka koostuu perusvärähtelyn taajuudesta ja tämän taajuuden kokonaislukujen mukaan rakentuvista kerrannaisista eli yläsävelistä. Harmonisten signaalien erityinen merkitys puheessa ja musiikissa on siinä, että niiden avulla viestitetään prosodista ja tunnepohjaista informaatiota. Fyysikko-fysiologit OHM (1789-1854) ja von HELMHOLTZ (1821-1894) oletivat, että simpukan toiminnot ovat sävelkorkeuksien tajuamisen perusta. Heidän mukaansa sisäkorvassa oleva simpukka toimii resonanssiprinsiipin⁵ mukaan ja purkaa Fourier'n analyysin tapaan säännönmukaisen äänilähteen värähtelytaajuudet osiinsa. He väittivät, että signaalin sävelkorkeus ja äänenväri selittyvät spektrin avulla. Koska sävelkorkeus määrittyy pelkästään pohjasävelen avulla, yläsävelten spektrirakenne määrittää sointiväriin. Jälkimmäiseen tulokseen oli jo ennen von HELMHOLTZIA päätynyt SEEBECK (1770-1831), ja tulkinta on edelleenkin laajalti hyväksytty. Sen sijaan SEEBECK oli päätynyt sävelkorkeuden tajuamisen selittämisessä erilaiseen päätelmään kuin OHM

5 *Re-sonanssi* tarkoittaa uudelleen sointia: äänen värähtelytaajuus siirtyy väliaineesta uuteen väliaineeseen, jossa se jatkaa alkuperäistä värähtelyä alkuperäisellä taajuudella. Jos uusi väliaine (esim. kaikukoppa kaikvine osineen) värähtelee samalla taajuudella, tapahtuu äänenvoiman vahvistuminen, koska saman taajuuksien värähdysten energioiden yhdistyminen kasvattaa taajuuteen liittyvää energiaa (amplitudia): kaikukoppa resonoi.

ja von HELMHOLTZ tehtyään kokeita akustisilla sireeneillä (kuva 1). Hän uskoi, ettei kuva sävelkorkeudesta synny pohjasävelen spektrin aktivoitumisesta kuulojärjestelmän, vaan yläsävelten lomittuessa ajallisesti. Tunnistettuaan simpukassa esiintyvät liikeaal-
lot von BÉKÉSY (Nobel-palkinto 1961) osoitti von HELMHOLTZIN resonanssiperiaatteen vääräksi, mutta vahvasti samalla tämän näkemyksen, jonka mukaan säveltaajuuksien analyysi tapahtuu simpukassa. Toisaalta hollantilaisen psykofyysikon, SCHOUTENIN, tutkimukset antavat tukea myös SEEBECKIN sävelkorkeusteorialle. Tehdessään sävelkorkeusmittauksia amplitudimoduloituilla siniäänillä eli jaksollisilla signaaleilla, joista puuttuu pohjasävel (“missing fundamental”), SCHOUTEN (1970) vakuuttui siitä, ettei kuva sävelkorkeudesta synny [kuulokeskuksessa] harmonisen signaalin spektrin frekvenssitietoja yhdistelemällä, vaan aaltomuotojen spektriverhokäyrästä tavalla tai toisella saadun aikainformaation avulla. Tarkemmin tutkittaessa paljastui myös signaalin hienorakenteen vaikutus: modulaatiotaajuuden pysyessä samana sävelkorkeus muuttuu, mikäli kanta-aallon taajuus muuttuu. 1970-luvulla kehitetyt ns. sävelkorkeuden tajuamisen perusmallit (TERHARDT 1972; GOLDSTEIN 1973) lähtivätkin sen vuoksi siitä, että SCHOUTENIN ‘puuttuva pohjasävel’ voitaisiin selittää simpukassa tapahtuvan spektri-informaation työstön sekä hermosolujen välittömästi suorittaman mallianalyysin avulla. Vaikka tällä teorialla on sen suhteellisen ilmeisyyden vuoksi lukuisten musiikintutkijoiden ja neurofysiologien tuki, tämänhetkisen neurotieteen monet löydöt viittaavat aivan toisenlaiseen mekanismiin. Nykyisin voidaankin varmuudella olettaa, että (1) muutamassa mikrosekunnissa keskushermoston kuulojärjestelmään siirtyy ensin erittäin täsmällistä aikatietoa äänen paikasta, ja että (2) jaksollisesti moduloitujen signaalien aikainformaation koodaus tapahtuu erilaisin tavoin [kuulojärjestelmän] ensimmäisessä prosessointikeskuksessa⁶ (FRISINA et al. 1990; PALMER et al. 1996), ja että (3) on olemassa hermomekanismeja, jotka ovat erikoistuneet näiden aikatietojen tulkintaan (LANGNER 1983, 1992). Huomiota herättänyt tekniikka asentaa stimulaattoreita simpukkaan kuulon palauttamiseksi poisti viimeisenkin epäilyksen keskushermoston kuulojärjestelmän kyvystä eritellä aikainformaatiota. Ilman tätä kykyä kuuloproteesien toimivuutta voitaisiin tuskin selittää (esim. PIJL ja SCHWARZ 1995).

Taajuus, jaksollisuus ja sävelkorkeus

Ymmärtääksemme simpukassa tapahtuvan frekvenssi- eli taajuusanalyysin ja aivoissa tapahtuvan aika-analyysin eroja ja yhtäläisyyksiä on syytä ensin tarkastella monimutkaisten äänten fysikaalisia ominaisuuksia. Merkittävät akustiset äänilähteet kuten äänihuulet, soitinten kielet, rumpukalvo tai puhaltimen putki värähtelevät jaksollisesti ja vahvistavat resonanssin avulla jaksollisia signaaleita. Äänten jaksollisuudella on var-

6 Langnerilla hermoratojen risteyspisteiden nimenä on *Hörbahnstation*. Koska niiden solujen tehtävänä on eritellä saapunut informaatio ja lähettää se tulkittuna eteenpäin, suomennoksena on *prosessointikeskus*.

masti ollut merkitystä evoluutiolle. Jaksollisuus tekee mahdolliseksi lähettää selkeitä signaaleita, ja yleensäkin jaksollisuus liittyy eliöihin, jotka vaihtavat tarkoituksellisesti ääniä keskenään. Jaksoja vaille olevat hälyt hallitsevat elotonta luontoa.

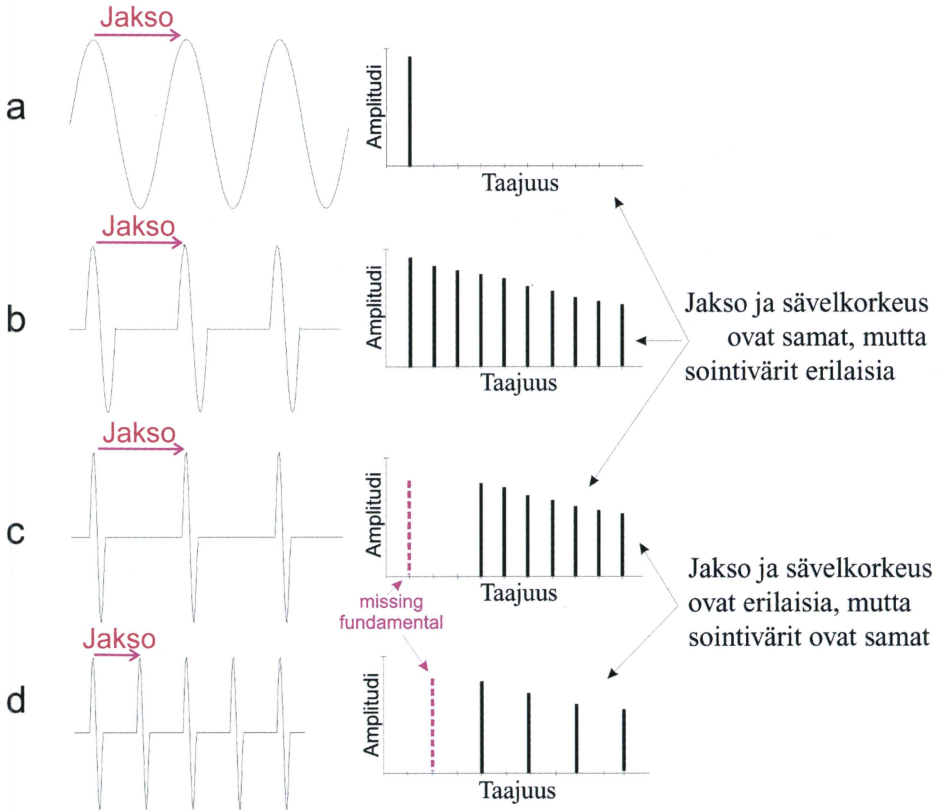
Frekvenssianalyysin mukaan jaksollinen eli harmoninen signaali koostuu perustaa-juudesta ja yläsävelistä eli perustaaajuuden kokonaisluvulle pohjautuvista kerrannaisista. Kokemuksen mukaan suodattaminen muuttaa sekä äänen yläsävelten amplitudia että harmonisen signaalin aaltomuotoa, mutta suotimella muunnetun aaltomuodon jakso ja täten myös signaalin sävelkorkeus säilyvät muuttumattomina. Tämä koskee myös tyystin puuttuvaa tai suotimella häivytettyä perustaaajuutta [eli pohjasäveltä]. Suodatuksesta huolimatta sävelkorkeus säilyy niin kauan muuttumattomana kuin lähellä toisiaan olevat yläsävelet kykenevät simpukassa lomittumaan⁷ yhden aaltomuodon sisään. Tämän lomittuma-aallon jakso on matemaattisen välttämättömyyden vuoksi sama kuin sen perustaaajuuden jakso (kuva 1). Myös sini- tai muun muotoisen puhtaan sävelen modulaatio kuullaan ensivaiheessa sävelkorkeutena, joka vastaa modulaatiota. Tarkempi erittely kuitenkin paljastaa, että myös hienorakenne (kanta-aallon taajuus) vaikuttaa sävelkorkeuteen. Jakson ja sävelkorkeuden likeistä yhteyttä kuvataan toisinaan käsitteellä ”jaksokorkeus”. Tässä kirjoituksessa käsitteitä jakso ja sävelkorkeus käsitellään likimain synonyymeinä.

Taajuus, jakso, sointi(väri) ja sävelkorkeus

Hyvän kuvan siitä, miten selkeästi sävelkorkeus ja taajuus ovat toisistaan riippumattomia, saa tarkastelemalla vokaaleita, joiden sointi ja luonne määritetään niiden spektrien muodoilla, tarkemmin sanottuna spektrihuipuilla eli formanteilla. Vaihtelemalla äänihuulten värähtelyjaksoa voimme puhua ja laulaa tietyn vokaalin samat formantit eri sävelkorkeuksilla. Naisilla sävelkorkeus on keskimäärin yhtä oktaavia miesten vastaavaa korkeammalla, sillä miehillä äänihuulten värähdyksen yksi jakso kestää noin 10 ms. ja naisilla noin 5 ms. Miehillä värähdyksiä on siis yhdessä sekunnissa noin 100 ja naisilla noin 200. Hieman yksinkertaistaen voidaankin todeta, että pääosin säveln sointivärin määrittää sen [osa]taajuuksien spektri, kun taas sen sävelkorkeuden määrittää aaltomuodon jakso. Tässä mielessä taajuus [frekvenssi] ja sävelkorkeus [jakso] ovat tosiasiaa likimain riippumattomia suureita. Ne voivat muuntua toisistaan riippumatta ja kuulokeskus käsittelee niitä varsin eri tavoin. Kuten seuraavassa tullaan osoittamaan, niiden keskinäisen riippumattomuuden seurauksena ne asettuvat sekä kuulokeskiai-

⁷ Termin lomittuminen vastineena on saksan Überlagerung ja englannin superposition ja interference. Kun huilu ja trumpetti soivat sävelellä a^1 huilun yhteen aaltoon on lomittunut paljon vähemmän yläsäveliä kuin trumpetin aaltoon.

Taajuus, jakso, sointiväri ja sävelkorkeus



Kuva 1. Kaavamainen esitys harmonisen signaalin taajuus- ja aikainformaatiosta Neljällä kuvatulla signaalilla (vasemmalla) on erilaiset aaltomuodot ja täten myös erilaiset spektrit (oikealla). Signaaleilla a, b ja c jakso on sama ja niin on myös sävelkorkeus. Signaalilla c on erilainen jakso kuin signaalilla d ja siten myös sävelkorkeudet ovat erilaiset (erona on oktaavi). Signaalien c ja d sävelkorkeudet vastaavat "punaisia spektrilinjoja", vaikka ne spektristä puuttuvat.

voissa että kuuloaivokuorella avaruudellisesti suorakulmaiseen keskinäiseen suhteen (SCHREINER ja LANGNER 1988; LANGNER et al. 1997, 2002).

Korva taajuuksien erittelijänä

Ymmärtääksemme taajuusanalyysin yhteyttä jaksoanalyysiin siirrytään seuraamaan kuuloinformaation kulkua korvasta aivoihin (kuva 2). Ulkokorva kokoaa äänet ja johtaa ne korvakäytävää myöten tärykalvolle ja siirtää ne peräkkäisiä kuuloluita myöten sisäkorvan simpukkaan. Jalustimen värähtely [soikeaa ikkunaa vasten] synnyttää sisäkorvan nesteessä ns. vaellusaaltoja, jotka pian peittävät koko basilaari- eli tyvikalvon. Tämä kalvo on reseptorisolujen peittämä. Tyvikalvon paikkariippuvaisten mekaanisten ominaisuuksien kuten leveyden ja elastisuuden vuoksi vaellusaaltojen kulku hidastuu tyrskyaaltojen tapaan, ja saavutettuaan korkeimman amplitudinsa ne syöksyvät kitkavoiman seurauksena rajusti toisiaan vasten. Tyvikalvon mekaniikan seurauksena matalataajuiset vaellusaallot etenevät pidemmälle sisäkorvaan kuin korkeataajuiset aallot. Värähtelytaajuus aktivoi tyvikalvon eri puolilla olevia karvasoluja. Monimutkainen signaali tulee tällä tavoin purettua osataajuuksiinsa ja se muotoutuu simpukassa herätelmäiksi. Nämä akustisten signaalien avaruudelliset hermovasteet (*tonotopiat*⁸) säilyvät kuulohermosoluissa muuttumattomina sekä seuraavaan prosessointikeskukseen eli simpukkatumakkeeseen (CN) että sieltä jokaiseen muuhunkin prosessointikeskukseen aina kuuloaivokuorta myöten. Von HELMHOLTZ (1863) oli verrannut simpukkaa Fourier'n analysaattoriin ja oletanut, että sen ilmeisenä tehtävänä on koodata akustiset signaalit purkamalla ne ensin osataajuuksiinsa. Nykyään ajatellaan kuitenkin, että simpukkaa voisi paremminkin verrata suodatinpankkiin, joka toki jakaa akustisten signaalien taajuudet osiinsa, mutta joka on lisäksi optimaalisesti erikoistunut koodaamaan niin amplitudien ajallista huojuuntaa kuin äkkinäisiä muutoksia eli transientteja [esim. yllättävä rasahdus].

Niin sanotun Cortin elimen⁹ karvasolut ottavat vastaan värähtelyt, jotka syntyvät tyvikalvon ja karvasolujen yläpuolella olevan tektoriaalikalvon välisen liikehdinnän leikkausvoimista. Tätä kautta silia-ripsissä¹⁰ avautuu äänen värähtelyrytmin mukaan kanavia ja karvasolujen sisään virtaa positiivisesti latautuneita kaliumioneja. Näin karvasolujen ulko- ja sisäpuolen välinen jännite-ero muuttuu (depolarisaatio¹¹), mikä johtaa siirtäjämolekyylien vapautumiseen solujen dendriiteistä¹². Mitä suurempi on signaalin amplitudi, sitä laajemmalle siliaripset taipuvat ja sitä enemmän karvasolut depolarisoituvat. Karvasolut muuntavat akustiikan lopulta hermojärjestelmän kielelle

8 Langnerin tonotopia-käsitteen jälkiosana on kreikan *topos* 'paikka(kunta)'. Koska tonotopiat aktivoituvat aivoissa rajallisille alueille, käsite suomennetaan tässä "äänenvärikartaksi".

9 Cortin elin on simpukan perällä oleva äärielin.

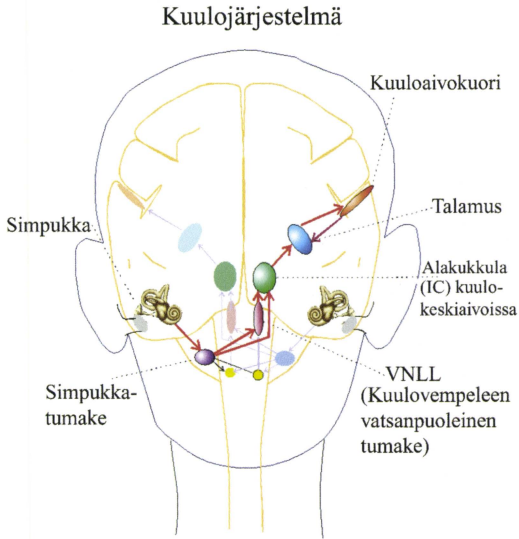
10 Jokaisessa karvasolussa on useita taipuisia silia (kilia) -ripsiiä, jotka reagoivat värähtelyn etenemiseen nesteessä. Ks. vielä kuvassa 5 olevaa lisätektiä.

11 Kun polaaraisuus tarkoittaa molekyylin sähkölatauksen (negatiivinen – positiivinen) epäsymmetriaa, depolarisoituminen tarkoittaa tuon epäsymmetrian tasapainottumista.

12 Dendriitti on hermosolun se osa, joka ottaa ärsykkeet vastaan.

eli ajalliseksi toimintapotentialiksi, joka kaikilla hermosoluilla (neuroneilla) on yhden millivoltin vahvuinen ja yhden millisekunnin¹³ pituinen signaaliyksikkö.

Kuulojärjestelmä



Kuva 2. Kuuloradan yksinkertaistettu kuvaus. Punaiset nuolet tarkoittavat informaatiovuon tärkeintä polkua simpukasta kuuloaivokuorelle. Signaalit siirtyvät kontralateraalaisesti vastakkaiseen aivopuoliskoon. Spektri- ja aikainformaatio siirtyy simpukan karvasoluista hermorataa myöten keskushermoston ensimmäiseen prosessointikeskukseen eli simpukkatumakkeeseen (Nucleus cochlearis). Siitä kuuloinformaatio siirtyy muihin prosessointikeskuksiin (kuten kuulokeskiaivojen alakukkulalle ja talamukseen) ja lopulta aivokuoren kuulokeskukseen.

Kuulojärjestelmämme äärimmäistä herkkyyttä ei kuitenkaan voida selittää vain näillä täysin automaattisilla siirtymismekanismeilla [hermosolusta toiselle]. Onhan esimerkiksi sisäkorvassa oma aktiivinen vahvistinmekanisminsa, joka voi kasvattaa äänisignaalin intensiteetin 10.000 -kertaiseksi eli 40 desibeliin. Vasta hiljan on paljastunut, että tämä mekanismi rakentuu 12.000:sta kolmeen riviin järjestyneestä ulkoisesta karvasolusta (HUDSPETH 1985). Vielä parikymmentä vuotta sitten niiden tehtävä oli arvoitus — olihan myös 3500 sisäistä karvasolua, joista melkein kaikki (n. 95%) johtavat kuuloinformaatiota sisäkorvasta aivoihin. Ääniaaltojen ulkoisissa

¹³ Yksi millisekunti (ms) on sekunnin tuhannesosa. Yksi mikrosekunti (µs) on sekunnin miljoonasosa.

karvasoluissa laukaisema depolarisaatio saa ne supistumaan aktiivisesti ääniaaltojen kanssa samassa rytmissä. Yhtäältä tämä kasvattaa [aaltojen] amplitudia mutta samalla tarkentaa tyvikalvon taajuusviritystä.

Tässä on syytä mainita, että sisäkorvan äänenvahvistajien valtavan tehokkuuden ongelmana on vahvistuva alttius häiriöille. Meluäänet, erityisesti sysäyksittäiset, ja myös tulehdus tai puutteellinen läpivirtaus, saattavat vaurioittaa ulkoisia karvasoluja ja johtaa yllättävillä taajuusalueilla kuulovirheisiin. Toisaalta voimakas vahvistus voi vaikuttaa aktivoimattomiinkin soluihin, mikä vastaa takaisinpalautteen aiheuttamaa vinkunaa vahvistinlaiteissa. Värähtely alkaa liikkua vastakkaiseen suuntaan kuin normaali signaali, saavuttaa tyvikalvon ja kuuloluiden kautta tärykalvon, jolta se säteilee pääosin hetkellisenä vinkunana häiritsevän voimakkaasti ympäristöön. Tällaiset häiriöäänet voivat kestää kauan ja ne voidaan kuulla ympäristössä ilman erityistä vahvistustakin. Ne ovat yllätys, mutta joka tapauksessa todellisia. Nämä “sisäkorvan satunnaiset purkaukset” eivät sen vuoksi voi aiheuttaa sellaisia tinnitushälyjä, jotka ovat useimmiten kuulovamman seurausta. Kokeemme hyppyrotalla viittaavat siihen, että tällaiset kuuloharhat syntyvät lievän kuulovaurion korjausyritysten yhteydessä ensialkuun kuuloaivokuoren pinnalla (WALLHÄUSER-FRANKE ja LANGNER 2001).

Ajan koodaaminen kuulojärjestelmässä

Huolimatta vaellusaaltojen avulla tapahtuvasta taajuuserittelystä ja siitä, että ulkoisissa karvasoluissa tapahtuu [amplitudin] valikoivaa vahvistumista, sisäisten karvasolujen aktivoijana on vain heikoimpien äänenvahvuuksien yksi ainoa taajuus. Äänen vahvoilla voimakkuuksilla on sitä vastoin aina yksi taajuusalue, joka voi myötävaikuttaa [sisäisten karvasolujen] aktivoitumiseen. Koska taajuudet järjestyvät tyvikalvolla logaritmisesti, harmonisen äänen yläsävelet lomittuvat kolmannelta äänestä alkaen monimutkaiseksi jaksolliseksi värähtelyksi (huojunnaksi), jonka taajuus vastaa täsmälleen [pohjasävelen] perustaajuutta. Simpukan suorittama rajallinen taajuusanalyysi tarjoaa siis suuren edun. Karvasolu, joka simpukassa olevan sijaintinsa perusteella reagoi vain täsmälleen tiettyyn yläsäveleen, siirtää yläsävelten ja niiden naapuriyläsävelten lomittumisen vuoksi kuulokeskukseen aikainformaatiota pohjasävelen jaksosta. Tällä perusteella kuulokeskus voi yläsävelten lomittumisen avulla ratkaista sävelkorkeuden samalla tavalla kuin analysoimalla pelkästään perustaajuutta (ks. “missing fundamental” kuvassa 1).

Hermosolujen koodaama jaksoinformaatio etenee (moniin eri taajuuskanaviin jaettuna ja toimintapotentialin ajallisiin sykeväleihin koodattuna) kuulohermoja myöten aivorungossa olevaan ensimmäiseen prosessointikeskukseen, simpukkatumakkeeseen (Nucleus cochlearis: [kuvat 2 ja 3]). Simpukkatumakkeen muodoltaan ja fysiologisestikin erilaisilla soluilla on aivan erilaisia koodausominaisuuksia. Niin sa-

nottujen *pensassolujen* aktivoituminen tapahtuu muutamien hermosäikeiden välisten mutta varsin suurten synapsien kautta. Ne siirtävät informaation likimain sellaisenaan *oliivitumakkeen* soluille. Nämä voivat vertailla simpukkatumakkeen vasemman- ja oikeanpuoleisten solujen aktivoitumisvoimakkuuksien ja aktivoitumishetkien ajallisia yhteensattumia ja näin määrittää äänen tulosuunnan ja korvien väliset aikaerot noin 10 mikrosekunnin (μs) tarkkuudella.

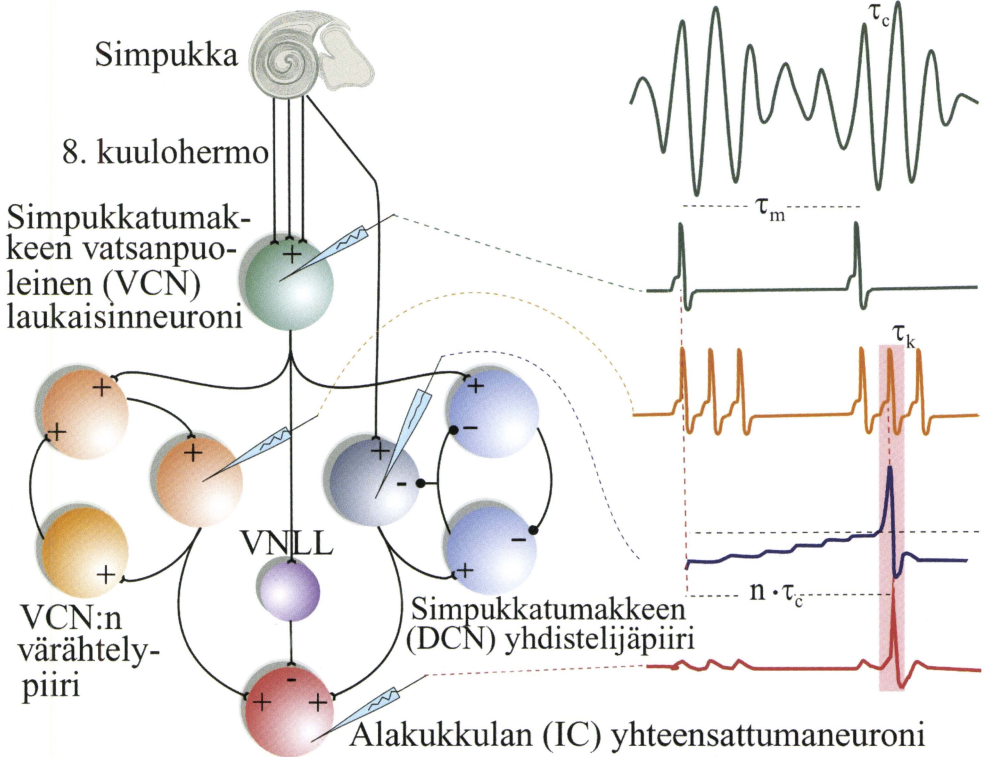
Simpukkatumakkeen toisen tarkkaan tutkitun hermosolutyyppin tehtävästä keskushermostossa tiedettiin vielä muutama vuosi sitten varsin vähän. Kehittämäni jaksollisten signaalien hermostollisten vastaavuuksien malli¹⁴ tarjoaa kuitenkin varman selityksen tämän reaktiotyyppin olemassaololle (LANGNER 1983, 1992). Malli liittyy ennen kaikkea simpukkatumakkeen vatsanpuoleisella alueella (VCN) oleviin *mustekalaseläimien* soluihin, jotka yhdistelevät tyvikalvolta saapunutta suurta informaatiomäärää. Mustekalaseläimien laajakaistainen integraatio korottaa sellaisten jaksomoduloitujen signaalien aikakoodauksen täsmällisyyttä, jotka jo itsessään ovat kahden tai tavallisesti usean taajuuden (eli harmonisen signaalin yläsävelten) lomittumia (BAHMER ja LANGNER 2006a). Koska mustekalaseläimet kykenevät koodaamaan aikaa, niitä kutsutaan yhdessä erään toisen solulajin kanssa *käynnistinsoluiksi*. Mallimme mukaan ne käynnistävät (”laukaisevat”) jaksojen tasatahtisuusanalyysin, ja kuulovempelen vatsanpuoleiseen tumakkeen (VNLL) välityksellä, ne huolehtivat siitä, että kuulokeskiaivojen alakukkulalla (Colliculus inferior: IC) aktivoituminen estyy täsmällisen tasatahtisesti [kuva 3].

Simpukkatumakkeen vatsanpuoleisessa osassa (VCN) on *tähtisoluja*. Toisin kuin käynnistinsolut, tähtisolut reagoivat varsin kapealla kaistalla tiettyihin taajuuksiin, mutta mallimme mukaan ne tästä huolimatta synkronoituvat laajakaistaisen käynnistinsolujen lähettämien ja suurta äänenvoima-alueetta edustavien jaksollisten signaalien kanssa (FRISINA et al. 1990; BAHMER ja LANGNER 2006b). Lisäksi monet tähtisolut reagoivat signaalien alkuihin, toiset modulaatioaaltoihin ja kolmannet nopeilla taajuuksilla värähteleviin äkkinäisiin purkauksiin [kuten aseiden laukaukseen]. Tämän vuoksi näitä tähtisoluja kutsutaan toisinaan *iskurisoluiksi* (”chopper neurons”: PFEIFFER 1966). Neurofysiologinen tutkimus onkin johtanut malliin, jonka mukaan tähtisolut aktivoivat toinen toisiaan ja sen vuoksi niillä on taipumus suosia sellaisia värähtelyvälejä, joiden siirtymäaika hermovälikkeeltä seuraavalle on 0.4 millisekunnin kerrannainen [0.4 – 0.8 – 1.2 – 1.6...ms.] (LANGNER 1983; LANGNER ja SCHREINER 1988; BAHMER ja LANGNER 2006a). Korrelaatiomallimme mukaan nämä värähtelyvälit toimivat hermostossa aika- viitteinä (kuva 4), ja oletamme, että niiden opittu intensiivinen hyödyntäminen erottaa absoluuttisen sävelkorvan relativisesta. Tähtisolut siirtävät tietoa tiettyjen yläsävelten läsnäolosta ja voimakkuuksista sekä perustaajuudesta suoraan tietä kuulokeskiaivojen alakukkulalle (IC).

14 Alkuperäinen termi on Modell zur neuronalen Korrelation periodischer Signale.

Neuronien jaksollisuusanalyysi

Hermojen suorittama jaksollisuusanalyysi



Kuva 3. Kuulohermosolujen jaksanalyysi. Yhteensattumaneuron (punainen alhaalla) vastaanottaa tietoa jaksollisista signaaleista kahtena tietosyöteenä. Ensimmäisen prosessointiaseman värähtelypiiri (oranssi; iskurineuronit ovat tähtisolulaji) reagoi jokseenkin välittömästi, kun taas yhdistelijäneuronit (sininen; sukkulasolut) reagoivat viiveellä. Laukaisijaneuron (vihreä; käynnistinerhojen mustekalasolu) saattaa värähtely- ja yhdistelijäpiirin neuronien prosessit samaan rytmiin. Jos viiveen kesto vastaa signaalin jaksoa, niin viiveellinen reaktio ja viiveetön reaktio sattuvat yhteen seuraavassa modulaatioaallossa kanssa [ks. kuva 4, aaltorivi 3]. Tämä yhteensattuma selittää kuulokeskiaivojen alakukkulan IC-neuronien ("levyisolujen") selektiivisyyden, siis kyvyn määrittää signaalin jakso eli sävelkorkeus (kuva 4). Yhteensattumaneuron reagoi myös kyseisen taajuuden kokonaisluvulliseen kerrannaiseen (sopivimman signaalijakson kokonaisluvulliseen murto-osaan), mikäli kuulovempeleen vatsanpuoleisen tumakkeen (VNLL) samaan jaksoon virittyneen hermosolun (liila) yhtäaikaaisesti tasatahtinen värähtely ei reagointia estä.

Mallimme mukaan kaikkein tärkeimpänä aikapiirteiden tunnistajana palvelee hermosolujen kolmas suurluokka, simpukkatumakkeen selänpuolella (DCN) olevat *sukkulasolut*, joilla niin ikään on suora yhteys kuulokeskiaivojen alakukkulaan (IC). Samalla tavalla jaksoiltaan tasatahdissa käynnistinsolujen kanssa sukkulasolut integroivat signaalin hienorakenteen, jonka karvasolut olivat jo ajallisesti koodanneet. Integroinnin kesto riippuu ennen kaikkea kunkin sukkulasolun kalvon aikavakiosta. Sukkulasolujen erilaiset reaktiot johtuvat siitä, että niistä kullakin on oma hidastavuutensa. Mallimme mukaan jokaisella sukkulasolulla on oma reaktiolatenssinsa¹⁵, joka tarjoaa keskeisimmän aikaviitteen keskikuuloaivoissa tapahtuvalle vaiheanalyysille.

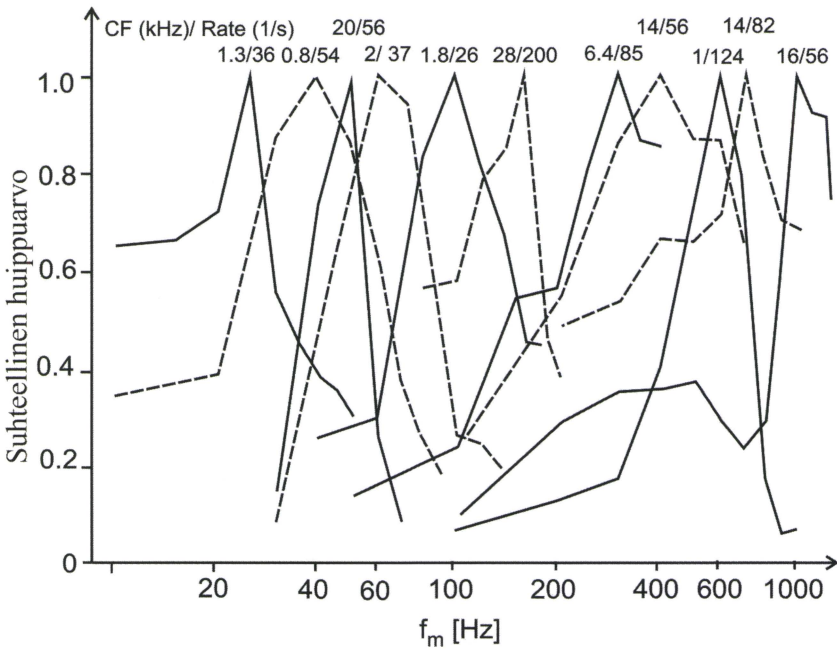
Kuvaillun prosessointimallin tarkalle ymmärtämiselle on oleellista, että sukkulasolut voivat reagoida tarkkaan määritetyllä hidastuvuudella vain siinä tapauksessa, että niiden aktivoijina ovat yksittäiset, spektraalisesti puretut yläsävelet. Kuten johdannossa todettiin, myös hienorakenne (esim. amplitudimoduloidun signaalin kantoaallon taajuus) vaikuttaa jaksollisen signaalin sävelkorkeuteen (TERHARDT 1972). Mallimme mukaan (LANGNER 1992; BORST et al. 2004; VOUTSAS et al. 2005; BAHMER ja LANGNER 2006a, 2006b) kuulokeskus analysoi akustista informaatiota siis kahdella eri tavalla. Yhtäältä ennen kaikkea sukkulasolut erittelevät kapealla kaistalla ahdasta taajuusaluetta ottamalla huomioon signaalin hienorakenteen. Toisaalta käynnistin- ja iskurisolut analysoivat signaalia laajakaistaisesti suurella aikatarkkuudella (jakson koodaus). Tämän korrelaatioanalyysin tuloksena syntyy spektritiedot ja aikatiedot yhdistävä avaruudellinen vaste [kuva 9].

Akustisen signaalin ajallinen ja avaruudellinen vaste kuulokeskiaivoissa

Kuulokeskiaivojen alakukkula (IC) on käytännössä kaiken akustisen informaation keskeinen siirtoasema tiedon matkatessa kuuloaivokuorelle. Alakukkulan erityisen tärkeänä tehtävänä on ajallisen informaation laaja-alainen muuttaminen jaksollisten modulaatioiden avulla yhdeksi paikkakoodiksi (LANGNER 1992; 1997). Alakukkulan solut (IC-neuronit) reagoivat sekä tiettyihin taajuuksiin että tiettyihin modulaatioihin (kuva 3). Tämän muuntamisen toiminnallinen selittäminen johti työryhmämme korrelaatiomalliin, jonka mukaan IC-neuronit toimivat yhteensattumien sukkulasoluista jäljittäjinä (kuvat 3, 4 ja 5). Sen mukaan ne saavat [synapsiyhteyksien avulla] tietosyötteitä tähti- ja sukkulasoluista ja reagoivat jaksollisesti moduloituihin signaaleihin, jos niiden syöteaktiiviteetit sattuvat yhtaikaisesti. (Korrelaatiomallimme edellyttää tähti- ja sukkulasolujen olevan samanlaisia, minkä uudet psykologiset löydöt osoittavat tai mihin ne ainakin viittaavat.) Tähti- ja sukkulasolujen toiminnot osuvat yhteen vain

¹⁵ Tässä *latenssi* tarkoittaa aikaa, joka kuluu ärsytyshetkestä reaktiohetkeen.

siinä tapauksessa, että sukkulasolujen hidastumisaika on sama kuin modulaation jakso tai jakson kokonaisluvulle pohjautuva kerrannainen. Yhteensattumaneuronit reagoivat vastaavasti kampasuotimina¹⁶ tiettyihin modulaatiotaajuuksiin ja niiden kokonaislukukerrannaisiin. Olemme tutkineet hyppyyrotan hermosolujen tällaisia kampasuotimia neurofysiologisilla kokeilla (kuva 10). Yleensä kampasuodin muuntuu noin 30 millisekunnin kuluessa kaistasuotimeksi¹⁷. Tämä perustuu ilmeisesti siihen, että kuulo- vempelen vatsanpuoleisesta tumakkeesta (VNLL) saapuu jaksoiltaan samatahtista tietosyötettä, joka estää yhteensattumasoluja reagoimasta korkeisiin taajuuksiin. Näin siis kampasuotimet muuntuvat kaistasuotimiksi.

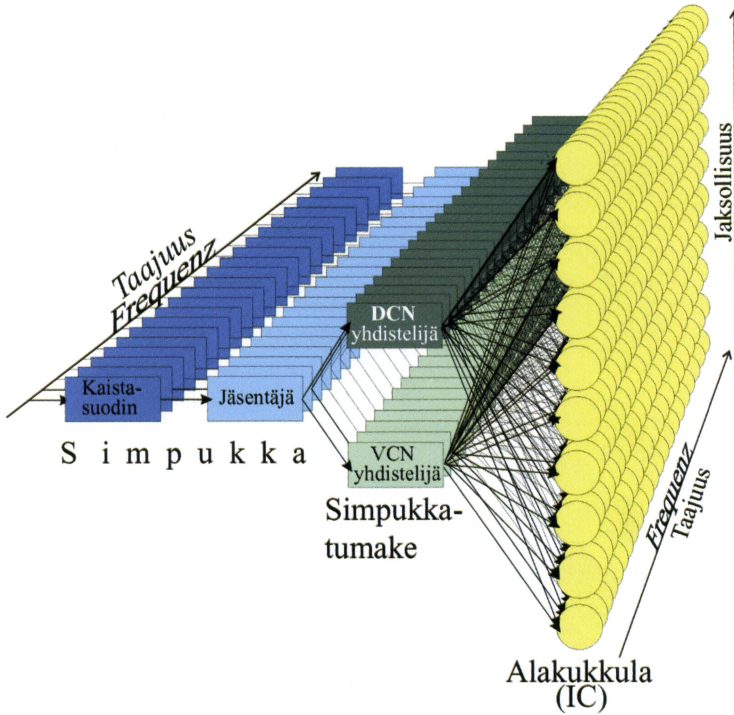


Kuva 4. Taajuuden ja modulaation koodautuminen kuulohermostossa. Simpukassa tapahtuneen taajuusanalyysin seurauksena kuulokeskiaivojen solut ovat suorittamansa aika-analyysin seurauksena virittyneet tietyille modulaatiotaajuudelle ja täten myös tietyille sävelkorkeudelle. Normalisoidut siirtymäkäyrät kuvaavat modulaation etenemistä kissan kuulokeskiaivojen alakukkulan 11 neuronissa (Langner ja Schreiner 1988). Elektrofysiologisesti tuotettujen käyrien yläpuolella olevat luvut ilmaisevat lähtötaajuuudet (CF), joille neuronit olivat simpukan taajuusanalyysin pohjalta virittyneet, sekä reagointilatausten maksimiarvot.

16 Termi kampasuodin tulee sen läpäisseen äänen kuvasta, joka näyttää kammalta. Suodatin laskee lävitseen äänen kaikki taajuuudet lukuun ottamatta tiettyjä hyvin kapeita kaistoja, jotka kaikki ovat (tässä tapauksessa logaritmisesti) saman välimatkan etäisyydellä toisistaan.

17 Kaistasuodin (Bandpassfilter) häivyttää signaalista sekä alaleikkaustaajuutta matalammat taajuuudet että yläleikkaustaajuutta korkeammat taajuuudet. Näin vain keskimmäiset taajuuudet läpäisevät suotimen.

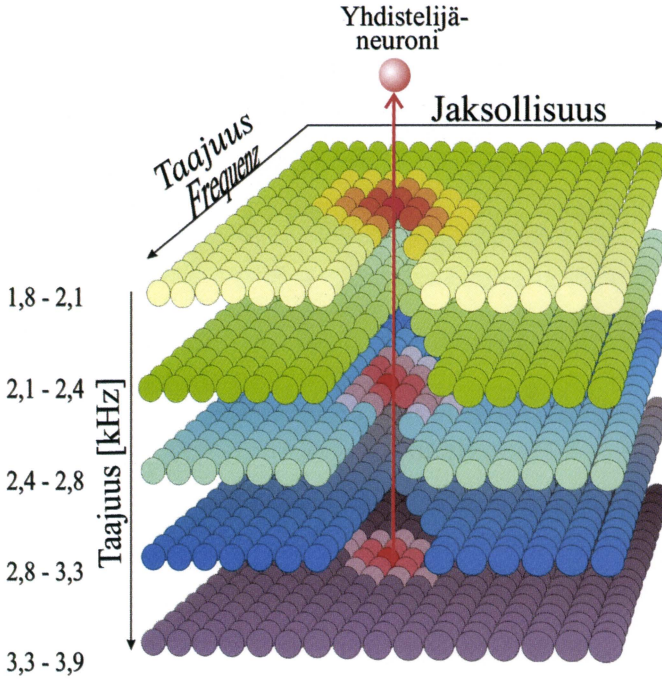
Taajuus- ja jaksoanalyysin avaruudellinen järjestyminen



Kuva 5. Sointivärin ja sävelkorkeuden avaruudellinen representaatio. Simpukassa tapahtuvaa taajuusanalyysiä voidaan verrata suodatinpankkiin, joka koostuu lukuisista samansuuntaisista kanavista (sininen). Simpukkatumakkeen selänpuoleisessa osassa (DCN: vihreä) jaksollinen signaali siirtyy eteenpäin viiveellä, kun taas sen vatsanpuoleisessa osassa (VCN) signaali etenee viiveittä. Seuraavalla tasolla eli alakukkulassa (Colliculus inferior: keltainen) yhteensattuma- eli koincidenssineuronit aktivoituvat herkästi aina, kun signaalin jakso[n loppu] korvaa niiden DCN:stä saamassaan tietosyötteessä olevan viiveen.¹⁸

18 Jäsentäjän käsite liittyy tyvikalvon karvasoluissa oleviin siliaripsiin. Professori Mikko Samsin selitys on yksinkertainen: “Kun karvasolut voivat liikkua useaan suuntaan, vain yksi suunnista on sellainen, joka vaikuttaa ionikanavien aktivoitumiseen. Siis kun tyvikalvo liikkuu ylöspäin, kanavat aukeavat, mutta kun se liikkuu saman verran alaspäin, tällä ei ole vaikutusta.” Näin siliaripset jäsentävät äänen paineaaltojen amplitudien moninaisuuden yhdeksi tulkinaksi.

Formantin ja sävelkorkeuden vaste kuulokeskiaivoissa (IC: Colliculus inferior)



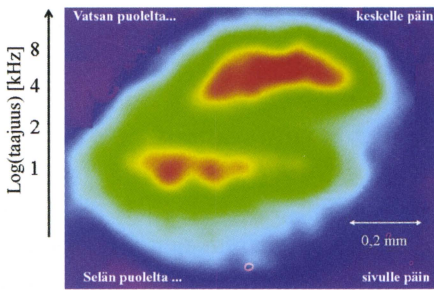
Kuva 6. Taajuuden ja jakson (=sävelkorkeuden) ortogonaalisen vasteen kerrosmalli kuulokeskiaivojen alakukkulassa (IC). Kullakin kuvatulla viidellä solukerroksella (noin 30:stä) on kapea taajuusalue ja leveä jaksoalue. Sen vuoksi kullakin kerroksella on myös tonotooppisen hienorakenteen taajuusgradientti¹⁹, joka on 90 asteen kulmassa sekä sävelkorkeus- eli jaksollisuusgradientin että tonotopian päägradientin [= alaspäinen pystysuora nuoli] suhteen) Vasemmalla näkyvät taajuusalueet on johdettu kissan kuulokeskiaivojen alakukkulun elektrofysiologisesta tutkimuksesta. Kuvassa harmoninen signaali aktivoi kolmen kerroksen neuroneja ja syntyy kolme formanttialuetta. Vaakatasot toisiinsa kytkevät kohtisuorat [anatomiset] sidokset (punainen nuoli) yhdistelevät kolmelta taajuusalueelta saadut sävelkorkeustiedot [mikä siis tapahtuu yhdistelijäneuronissa]. (Toisin kuin kuvissa 7 ja 8 tässä kuvassa selänpuolelta vatsanpuolelle piirretty gradienttinuoli kulkee ylhäältä alas.)

¹⁹ Gradientti tarkoittaa tässä, että taajuus muuttuu kuvassa olevan nuolen suuntaan pienemmästä arvosta suurempaan kussakin hermokerroksessa. Ylimmässä kerroksessa taajuuden gradientti (kaltevuus) muuntuu nuolen suunnassa 1800 hertsistä 2100 hertsiin. Seuraavassa kerroksessa gradienttia kuvaavat arvot ovat 2100-2400 hertsiä.

Simpukassa tapahtuvan taajuusanalyysin seurauksena akustinen signaali koodautuu avaruudellisesti eli tonotooppisesti (kuva 5). *Tonotopia* [äänenvärikartta] on kuulojärjestelmän keskeinen järjestäytymisperiaate. Sekä keskikuuloaivojen alakukkulan (IC) että kuuloaivokuoren neuronit virittyvät tietyille taajuuksille ja järjestyvät avaruudellisesti taajuustilansa mukaan. Kuva 6 osoittaa, miten esimerkiksi yhden vokaalin, siis yhden harmonisen signaalin, avaruudellista vastetta voidaan mallimme mukaan kuvata alakukkulassa. Neuronit koodaavat vokaalin formantit eli taajuusspektrin resonanssihuiput ja virittyvät spektraalisesti formanttien taajuuksien mukaan. Nämä neuronit järjestyvät noin 30 kerrokseen, joista kuvassa 6 näkyy vain viisi. Sen lisäksi samat solut viestittävät jaksoanalyysin perusteella myös tiedon kyseisen vokaalin perustaajuudesta eli sävelkorkeudesta. Koska alakukkulan solukerrokset eivät järjesty vain tonotopiaksi vaan myös *periodotopiaksi* [eli sävelkorkeuskartaksi] (SCHREINER ja LANGNER 1988; 1997), kuulokeskiaivojen alakukkulan topografia tarjoaa yksinkertaisen keinon tunnistaa kummankin formantin keskinäinen riippuvuus.

Tonotopia kuulokeskiaivojen alakukkulassa (IC)

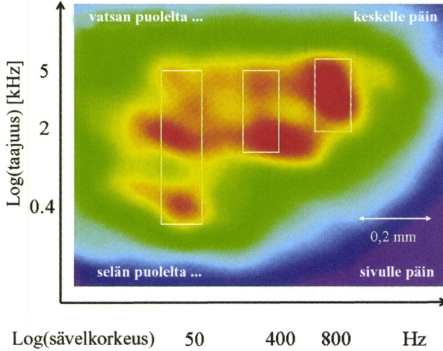
Tonotopia kuulokeskiaivojen alakukkulassa (IC)



Kuva 7. Värikoodattu 2-deoxyglukoosi on merkinnyt kuulokeskiaivoissa spektrittömän eli puhtaan sävelen aktivoimat solualueet. Punaisella merkityn alueen solut hyppyrötan kuulokeskiaivojen alakukkulan vasemmasta sivusta otetun leikkeen pinnalla reagoivat vahvimmin 1-8 kilohertsin välillä värähteleviin puhtaisiin ääniin. Neuronit ovat järjestyneet taajuusvirityksensä mukaisesti logaritmiselle tonotopia-akselille.

Kuulokeskiaivojen periodotopia alakukkulassa (IC)

Kuulokeskiaivojen periodotopia alakukkulalla (IC)



Kuva 8. Harmonisen signaalin aktivoimat hermosolut kuulokeskiaivojen alakukkulassa (IC) näkyvät 2-deoxyglukoosi -menetelmällä värjäytyneinä. Hyppyrotan kuulokeskiaivojen alakukkulaleikkeen solut reagoivat vahvimmin kolmen sellaisen laajakaistaisen signaalin sävelkorkeus- ja äänenväri-informaatioon, joilla on selkeästi erilaiset pohjasävel- ja leikkaustaajuudet²⁰. Vaaleat suorakulmiot tarkoittavat solut aktivoineen kolmen signaalin sävelkorkeuksia (50, 400 ja 800 Hz) ja taajuuskaistoja (0,4–5 kHz, 2–5 kHz ja 3,2–8 kHz). Vaakasuurat viivat syntyvät signaalien leikkaustaajuuksista ja ilmaisevat tonotopian. Pystysuorat viivat vastaavat perustaajuuksien (sävelkorkeuksien) logaritmistä järjestymistä [ja osoittavat periodotopian].

Jos hermoresaktiot ilmoittavat kahden tai useamman formantin olen sävelkorkeudeltaan saman, formantit johtavat suurella todennäköisyydellä yhteiseen äänilähteeseen, siis esimerkiksi yhteen puhujaan. Tutkimustemme mukaan kuulokeskiaivojen alakukkulalla (IC) sävelkorkeudet ja formantit asettuvat suorakulmaiseen keskinäiseen suhteeseen. Tämä järjestely auttaa integroivia sidoksia määrittämään formanttien keskinäiset yhteydet [kuva 6]. Vaaka- ja kohtisuoran tason samanlaisia yhdistelmiä tunnetaan anatomisista tutkimuksista ja ne kykenevät selittämään, miksi “matalataajuiset” neuronit reagoivat myös korkeiden taajuusalueiden informaatioon (BIEBEL ja LANGNER 2002).

Tonotopian ja periodotopian järjestymisperiaatetta voidaan välittömästi havainnollistaa niin sanotun 2-deoxyglukoosi -menetelmän avulla (kuvat 7 ja 8). Menetelmä perustuu siihen, että aktivoituneet hermosolut käyttävät ravinnokseen tätä glukoosia. Kokeiden mukaan radioaktiivisesti merkityn 2-deoxyglukoosin aineenvaihduntatuotteet rikastuvat soluissa, jotka reagoivat tiettyyn signaaliin ja siksi kuluttavat tätä

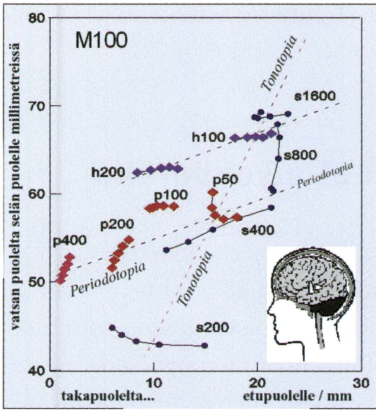
²⁰ Leikkaustaajuus (Abschneidefrequenz) on rajataajuus jonka ylä- ja/tai alapuoliset taajuudet suodin häivyttää.

glukoosia,. Täten hyppyrotan keskiaivoihin kerääntynyt radioaktiivisuus saadaan röntgenfilmillä esille tummennettuna tai värikoodattuna.

Sointivärin ja sävelkorkeuden vasteet aivokuorella

Toisin kuin kuulojärjestelmän alemmissä prosessointikeskuksissa aivokuorelta voidaan tiettyssä mielessä tunnistaa vasteiden ulottuvuuksia vain kaksi. Ensinnäkin on tietoa tonotooppisesti järjestelvä kerrostuma. Aivokuoren toisen alueen solut taas työstävät ilmeisesti sitä informaatiota, joka oli ensin kulkenut tonotooppisen järjestelyalueen läpi. Toistaiseksi tämän mekanismin toimintaluonne on pysynyt epäselvänä. On kuitenkin voitu osoittaa, että aivokuoren rytmit, siis amplitudien hidas huojunta ja modulointi noin 100:n hertsin tienoilla, näkyvät tasatahtisten purkausten ajallisina vasteina (HOSE et al. 1988; SCHULZE ja LANGNER 1997). Nämä aivorytmin ajalliset vasteet tarjoavat uskottavan selityksen modulaatioita koskeville havainnoillemme, sillä ilmeisesti kykenemme tulemaan tietoisiksi signaalin ominaisuuksista vain, jos niillä on aivokuorella vaste. Kuulokeskiaivojen alakukkulan (IC) solut kykenevät toki seuraamaan nopeita modulaatioita ajassa — kuten puheäänen perustaajuuksia — mutta aivokuoren solut yleensä eivät kykene. Täten näillä nopeilla modulaatioilla ei sen vuoksi ole tietoisissa havainnoissamme minkäänlaista ajallista luonnetta — siis ei alkuhetkeä eikä kestoa. Tästä huolimatta ne luovat kokemuksen sävelkorkeuksista, jotka voimme kuvata avaruudellisesti järjestämällä ne asteikoksi. Samat fysikaaliset todellisuudet (jaksolliset amplitudimodulaatiot), johtavat siis taajuuksiensa ja niiden aivokuorella olevien vasteiden perusteella aivan erilaisiin avaruudellisiin ja ajallisiin kokemuksiin.

Minkälaisia ovat nopean moduloinnin synnyttämät sävelkorkeusvasteet aivokuorella? Tämä on kysymys, johon kyetään vastaamaan tutkimalla sekä eläimiä (HOSE et al. 1987; SCHULZE ja LANGNER 1997) että ihmistä (LANGNER et al. 1997). Ihmisestä saadaan todisteita käyttämällä magnetoenkefalografiaa eli mittaamalla aivoaaltojen indusoimia ja vain kvantti-interferenssisensoreilla todettavissa olevia vähäisiä magneettikenttiä [kuva 9]. Tuloksista mainittakoon, että kuulokeskiaivojen topografiset vasteet siirtyvät jokseenkin vaivattomasti seuraaviin prosessointikeskuksiin. Siis vokaalien formantit ja sävelkorkeudet jäljentyvät niissä samaan tapaan suorakulmaisessa suhteessa kuin kuulokeskiaivoissa. Kykymme erottaa puheääni musiikin sävelistä pohjautuu ilmeisen keskeisesti siihen, että kuulokeskuksemme purkaa signaalin osiinsa sen osataajuuksien ja perustaajuuden avulla ja levittää tulokset aivokuorelle hermokarttana [kuva 9]: kun aivokuoren ensimmäinen hermoakseli [tonotopia-akseli] on simpukassa tapahtuneen taajuusanalyysin ja täten siis taajuusyhdistelmän eli sointiväritiedon vaste (*tonotopia*), aivokuoren toinen hermoakseli muodostaa kuvan sävelkorkeuksista (*periodotopia*).

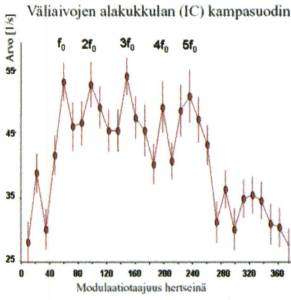


Kuva 9. Taajuuden ja sävelkorkeuden välinen suorakulmainen (ortogonaalinen) suhde ihmisellä. MEG-tutkimukset osoittavat, että harmonisten signaalien sävelkorkeudet (punaiset ja liilat nelikulmiot: vaihteluvälinä 50-400 Hz.) ja taajuudet (mustat pallot: vaihteluvälinä 200-1600 Hz.) kuvautuvat ihmisen aivokuorella suorakulmaisessa suhteessa toisiinsa. Kuvan jokainen piste osoittaa koehenkilön kuuloaivokuoren maksimaalisen aktivoitumispaikan 100 millisekuntia signaalin käynnistymisen jälkeen kahden millisekunnin aikaikkunassa (joten 5 pistettä kuvassa vastaa kymmentä millisekuntia). Reaktiopisteiden eten-

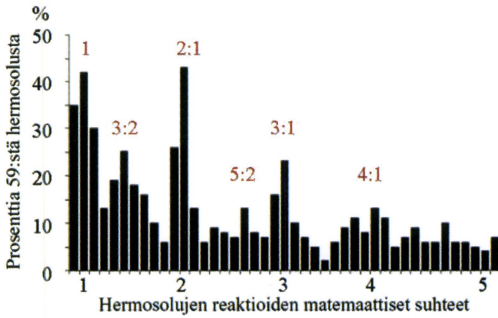
eminen pitkin tonotopia-akselia vastaa laajakaistaisen harmonisen signaalin (400 Hz: punainen ja 800 Hz: liila) alaleikkaustaajuutta. [Kirjain s tarkoittaa puhdasta siniääntä: s200 = 200 Hz:n siniääni. Kirjain p tarkoittaa periodista eli jaksollista ääntä; p400 tarkoittaa siis harmonista säveltä, jonka korkeus on 400 Hz. Kirjain h tarkoittaa korkeaa, hoch. Periodotopia-akseleita seuraavat h-vasteet ovat siis kuten p-vasteet, mutta säveltasoltaan kaksi kertaa korkeampia.]

Jaksollisuuden analyysi ja harmonisuus

Ihmisen kuulojärjestelmä suosii luonnostaan harmonisia ääniä ja suhteita. Tämän osoituksena kaikkien yhteisöjen musiikissa sävelet järjestyvät tavalla tai toisella oktaavien ja kvinttien avulla. Mikä tämän mieltymyksen on syy? Von Helmholtz uskoi, että selityksenä on samanaikaisesti (”vertikaalisesti”) soivien sävelten dissonanssi, joka — yksinkertaisesti ilmaistuna — on sitä vahvempi, mitä jyrkemmin yläsävelet poikkeavat toisistaan. Toki näin onkin, mutta tämä ei selitä ihmisen luonnollista mieltymystä ”horisontaalisesti” peräkkäin eteneviin sävelintervalleihin, joista melodia koostuu. [Kuulokeskuksen suorittama] jaksoanalyysi tarjoaa tälle kuitenkin selityksen. Jaksojen purkaminen pohjautuu ajallisille vastaavuusmekanismeille ja tämän analyysin matemaattiset periaatteet voivat selittää, miksi väliaivojen soluilla on kampsuodinominaisuus, jonka vuoksi ne reagoivat harmonisissa suhteissa oleviin signaaleihin (kuvat 10 ja 11; OCHSE ja LANGNER 2002; LANGNER 2004).



Kuva 10. Modulaation siirtymiskäyrä alakukkulan (IC) yhdessä solussa. Vastaavuus- eli korrelaatioanalyysin seurauksena alakukkulan lukuisat solut reagoivat kampasuotimena niille ominaisen modulaatiotaajuuden kokonaislukujen kerrannaisiin, mikä tosin tapahtuu pääosin vain reaktion alkuhetkillä. Modulaatiotaajuuden kanssa tasatahtinen matalasyöttösuodatus²¹ estää reagoimasta korkeisiin taajuuksiin ja näin kampasuodin muuttuu [vahvistimen tapaan toimivaksi] kaistansyöttösuotimeksi (mikä näkyy kuvassa 4).



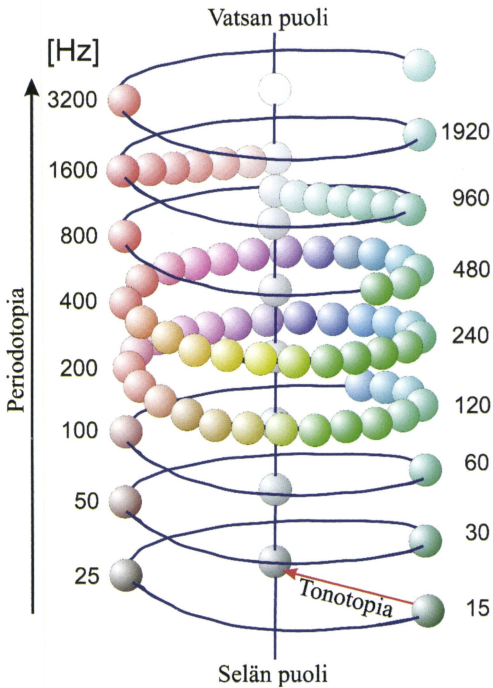
Kuva 11. Harmonisia suhteita kuulokeskiaivojen alakukkulassa (IC). IC-hermosolujen reagoimisen kampasuotimen tapaan voi tunnistaa siitä, että solu reagoi enemmän tai vähemmän vahvasti niihin sävelkorkeuksiin, joiden taajuudet ovat pienten kokonaislukujen mukaisissa suhteissa toisiinsa. Tämä matemaattisiin suhteisiin perustuva reagointi-periaate näyttää olevan musiikillisten intervallien tunnistamisen perimmäinen syy.

Harmonisten suhteiden havaitseminen tarkoittaa, että kuulokeskus tarkkailee ympäristön akustisten ilmiöiden matemaattisia suhteita. Vastaavuusanalyysin seurauksena väliaivojen alakukkulan (IC) hermosolut reagoivat kampasuotimena sekä taajuuteen (pohjasäveleen f [= frekvenssiin]) että — tosin heikommin ja lyhytkestoisemmin — niihin taajuuksiin, jotka ovat harmonisessa suhteessa pohjasäveleen ($2f$, $3f$, ...). Tiettyyn sävelkorkeuteen (f) ei reagoi vain sille parhaiten virittynyt hermosolu, vaan nekin neuronit reagoivat, jotka järjestyvät subharmoniseksi sävelsarjaksi ($f/2$, $f/3$, ...) ja täten koodaavat mollisoinnun. Tämä vastaa aivojen yleistä toimintaominaisuutta, jonka mukaan syntyvä ”harmoninen” rakenne varastoituu lyhytkestoiseen työmuistiin. Koemme äänet musiikiksi, jos seuraava sävel (tai seuraavat sävelet) vastaavat työmuistiin jo siirtyneitä säveliä ($f/2$, $f/3$, ...) tai niiden kerrannaisia (esim. $3f/2$, $4f/3$, ...). Seuraavassa vaiheessa uudet sävelet aktivoivat ”subharmoniset neuronit”, jotka voivat olla samat kuin jo edellä olleet. Tällä tavoin kuulokeskus järjestelee kaikki musiikilliset intervallit, jotka vastaavat pienten kokonaislukujen suhteita, musiikillisesti mielekkääseen

21 Soluissa tapahtuva matalasyöttösuodatus (*Tiefpassfilterung*) siis häivyttää korkeat taajuudet.

järjestykseen. Jokainen uusi sävel voi tietenkin toimia mainitun subharmonisen kaavan uutena lähtökohtana. Nämä yhteenkuuluvuudet johtuvat väistämättä ja täysin pythagoralaisessa hengessä matemaattisista suhteista, joiden varaan korrelaatioanalyysikin pohjautuu. Kuulojärjestelmässä nämä [fysikaalisten sävelten hermosoluvasteet] eivät siis ole välitön seuraus fysiikasta eivätkä myöskään akustisen signaalin pohjasävelen ja yläsävelten harmonisista suhteista. Aivomme reagoivat enemmänkin kuin soitin, eli alettuaan värähdellä aivot noudattavat samoja matemaattisia lainmukaisuuksia kuin värähtelevä fyysinen esine. Näiden fysiologiaan pohjaavien päätelmien tarkoituksena ei ole asettaa kyseenalaiseksi sitä, etteivätkö evolutionäärinen sopeutuminen fysikaaliseen elinympäristöön ja kulttuuriset vaikutukset olisi tekijöitä, jotka ovat väkevästi ohjanneet tapaamme havaita musiikkia. Onhan von HELMHOLTZIN kuvaama sävelyhdistelmien dissonanssikin vaikuttanut merkittävästi moniäänisen musiikin luonteeseen.

Kuten edellä todettiin, todennäköisesti kuulovempeleen vatsanpuoleisesta tumakkeesta (VNLL) saapuva, ajallisesti varsin täsmällinen ja vaiheiltaan tasatahtinen inhibiatio estää keskikuuloaivojen alakukkulan (IC) useimpia soluja reagoimasta korkeisiin (perus)taajuuksiin. Lisäksi simpukkatumakkeen (VCN) käynnistinsolut, kuvassa 3 esittämämme jaksollisuusmallin laukaisinsolujen fysiologiset vastineet, aktivoivat ns. jättiläissynergian avulla kuulovempeleen vatsanpuoleisen tumakkeen (VNLL) ajallisesti erityisen suurella tarkkuudella. Tutkimukset tiedon etenemisestä hermosoluissa (MERCHÁN ja BERBEL 1996) kuten myös omat kokeemme osoittavat, että sekä eläinten että ihmisen VNLL on spiraali (Helix), jossa on seitsemästä kahdeksaan kierrosta (kuva 12; LANGNER et al. 2005). Tutkimuksemme ovat tähän mennessä osoittaneet, että tämä ainutlaatuinen anatominen rakenne osallistuu akustisten signaalien harmonisuuden analyysiin. Sen 7 tai 8 kierrosta ilmeisestikin vastaavat musiikille keskeistä 7-8:aa oktaavia. Vierekkäisten kierrosten ne neuronit sulloutuvat yhteen, jotka ovat oktaavien raja-alueella. On huomattava, että kuulovempeleen vatsanpuoleisen tumakkeen (VNLL) rakenne on varsin lähellä musiikkipsykologien tuntemaa sävelkorkeusspiraalia (Shepard 1982). Hyppyrotan ja ihmisen tumakkeen tarkka 3D-analyysi on lisäksi osoittanut, että rakenteen täytyy olla kaksoisspiraali. Tällainen kaksoiskierre on jokseenkin DNA:n näköinen ja sallii oktaavisuhteen ohessa myös kvinttisuhteen (kolme kertaa [pohja]sävelen taajuus on sen kvintti [ja samalla kolmas äänes]).



Kuva 12. Tonotopian ja periodotopian organisoituminen kuulovempelen vatsanpuoleisessa tumakkeessa (VNLL). Mallimme mukaan kuulovempelen vatsanpuoleinen tumake estää kuulokeskiaivojen alakukkulan (IC) kampasuodinsoluilta harmoniset reaktiot. Tutkimuksemme 2-deoxyglukoosi-menetelmällä osoittavat, että VNLL on organisoitunut neuronien sävelkorkeusspiraaliksi. Kasvavien taajuuksien kuvataan vain hahmotelmana esitettyssä spiraalissa asettuvan reunoilta keskusakselia kohti [tonotopia]. Sävelkorkeuksien kuvataan puolestaan nousevan spiraalikehiä myöten alhaalta ylös yhden kehän muodostaessa yhden oktaavin. Yksinkertaistetun kuvan vuoksi ei näy, että spiraali on kaksoiskierteinen. [Siis sävelkorkeuksia mittaava periodotopia muodostuu pystysuorasti

kehien äärimmäisistä "seinäsoluista", kun taas äänenväriä erittelevä tonotopia koostuu spiraalin keski- eli sisäosan täyttävistä vaakasuorista hermosolukerroksista.]

Jälkisanat

Simpukan suorittaman akustisten signaalien taajuusanalyysin ohessa jaksoanalyysi tapahtuu kuuloaivorungossa. Jaksoanalyysin ytimenä on aika-analyysi, joka tapahtuu harmonisen signaalin pohjasävelen ja yläsävelten vertailun kautta [eli korrelaatio-analyysinä]. Kuulokeskiaivoille ja kuuloaivokuorelle syntyy tuloksena suorakulmaisessa suhteessa toisiinsa olevat kartat sointiväristä ja sävelkorkeudesta. Vastaavuussuhde merkitsee signaalin aikaan, ominaisvärähtelyyn, viiveellisiin reaktioihin ja hermoprosessien yhteensattumiin liittyviä vasteita. Sitä paitsi korrelaatiota ohjailee oktaavi- ja kvinttisuhteinen spiraalirakenne, joka rajoittaa harmonisia reaktioita kuulokeskiaivojen alakukkulassa (IC).

Neurofysiologiset, psykofysikaaliset ja teoreettiset tutkimuksemme ovat paljastaneet, että harmonisen havainnoinnin perusta ei johdu [opitusta] kulttuurista, vaan se on pakko tulkita kuulojärjestelmämme sisäsyntyiseksi ominaisuudeksi. Jaksollisten signaalien käsittelymekanismia voidaan verrata soittimessa tapahtuvaan resonanssiin. Niin kuin akustisen resonanssin ajalliset aspektit (akustinen hidastuvuus ja yhteen-

sattumat) ovat sävelten fysikaalisen harmonisuuden perusta, voidaan hermoston suorittaman jaksoanalyysin ajallisilla aspekteilla (neuronisella hidastuvuudella ja yhteensattumilla) selittää mieltymyksemme sävelten harmonisiin suhteisiin. Pythagoraan 2500 vuotta vanha mystinen ajatus lukujen voimasta hallita sekä ihmismieltä että koko maailmankaikkeutta saa sävelkorkeuksien tajuamisen neurofysiologisen selityksen valossa aivan uuden tulkinnan.

Käännös Timo Leisiö²²

Kirjallisuus

- Bahmer A., Langner G. 2006a: "Oscillating neurons in the cochlear nucleus: I. Experimental Basis of a Simulation Paradigm." — *Biological Cybernetics*, Vol. 95, Nr. 4, 1-9.
- Bahmer A., Langner G. 2006b: "Oscillating neurons in the cochlear nucleus: II. Simulation Results." — *Biological Cybernetics*, Vol. 95, Nr. 4, 1-12.
- Biebel UW, Langner G. 2002: "Evidence for Interactions across Frequency Channels in the Inferior Colliculus of Awake Chinchilla." — *Hearing Research* 169/1-2: 126-144.
- Borst, M., Langner G., Palm G. 2004: "A Biologically Motivated Neural Network for Phase Extraction from Complex Sounds." — *Biological Cybernetics*, Volume 90: 98-104.
- Frisina R.D., Smith, R.L., Chamberlain S.C. 1990: "Encoding of Amplitude Modulation in the Gerbil Cochlear Nucleus: I. A Hierarchy of Enhancement" — *Hearing Research* 44: 99-122.
- Goldstein, J. L. 1973: "An Optimum Processor Theory for the Central Formation of the Pitch of Complex Tones." — *Journal of the Acoustical Society of America* 54: 1496-1516.
- Hudspeth A.J. 1985: "The Cellular Basis of Hearing: the Biophysics of Hair Cells." — *Science* 230: 745-752.
- Hose, B., Langner G., Scheich, H. 1987: "Topographic Representation of Periodicities in the Forebrain of the Mynah Bird: One Map for Pitch and Rhythm?" — *Brain Research* 422: 367-373.
- Langner, G. 1983: "Evidence for Neuronal Periodicity Detection in the Auditory System of the Guinea-Fowl: Implications for Pitch Analysis in the Time Domain." — *Experimental Brain Research* 52: 333-355.
- Langner, G. 1992: "Periodicity Coding in the Auditory System." — *Hearing Research* 60: 115-142.
- Langner, G. 1997: "Temporal Processing of Pitch in the Auditory System." *Journal of New Music Research* 26: 116-132.
- Langner, G. 2004: "Analyse und Repräsentation akustischer Signale im Hörsystem." — *Bionik. Aktuelle Forschungsergebnisse in Natur-, Ingenieur- und Geisteswissenschaft*. Edited by T. Rossmann and C. Tropea. Berlin, Heidelberg, New York: Springer. Pp. 405-420.
- Langner, G., Sams, M., Heil, P., Schulze, H. 1997: "Temporal and Spatial Coding of Periodicity Information in the Inferior Colliculus of Awake Chinchilla (Chinchilla laniger)." — *Hearing Research* 168: 110-130.
- Langner, G., Schreiner, C. 1988: "Periodicity Coding in the Inferior Colliculus of the Cat: I Neuronal Mechanism." — *Journal of Neurophysiology* 60: 1799-1822.
- Langner, G., Simonis C., Braun, S., Ochse M. 2005: "Evidence for a Pitch Helix in the Ventral Nucleus of the Lateral

22 Lausun nöyrän kiitokseni Helsingin teknillisen yliopiston kognitiivisen teknologian professori *Mikko Samsille* aivan keskeisistä huomioista. Sams on Langnerin kollegana alan merkittävin tuntija maassamme. Suurkiitos Tampereen yliopiston saksan kielen ja kulttuurin professori *Marja-Leena Piitulaiselle*, jonka kanssa mietimme pitkään professori Langnerin monimutkaisia ilmaisuja. Kiitos Tampereen yliopiston Puheopin laitoksen logopedian professori *Anna-Maija Korpijaakko-Huuhkalle*, joka tarkisti anatomiset termit. Tässä työssä oli mukana myös pian tohtoroitava FL *Kari Suoniemi*, jolle lämmin kiitos. Nostan hattua Tampereen yliopiston Musiikintutkimuksen laitokselle, joka talousongelmiensa keskelläkin päätti tukea SES:aa kuvien julkaisemiseksi väreissä, mikä tapahtuu nyt ensi kertaa vuosikirjan historiassa. Lopuksi kiitos itselleen artikkelin kirjoittajalle pitkäaikaisesta ajatustenvaihdosta ja tuesta.

- Lemniscus in the Gerbil. — *Annals of the New York Academy of Science* 1060: 50-52.
- Merchán, M.A., Berbel P. 1996: "Anatomy of the Ventral Nucleus of the Lateral Lemniscus in Rats. A Nucleus with a Concentric Laminar Organisation." — *Journal of the Comparative Neurology* 372: 245-263.
- Ochse, M. ja Langner G 2002: Periodizitätskodierung durch Autokorrelation und synchrone Inhibition im auditorischem Mittelhirn. DAGA 2002, 456.
- Palmer, A. Jiang D., Marshall, D.H. 1996: "Responses of ventral cochlear nucleus onset and chopper units as a function of signal bandwidth." — *Journal of Neurophysiology* 75: 780-794.
- Pfeiffer, R.R. 1966: "Classification of response patterns of spike discharges for units in the cochlear nucleus: toneburst stimulation. *Experimental Brain Research* 1: 220-236.
- Pijl, S., Schwarz, D.W.F. 1995: "Melody recognition and musical interval perception by deaf subjects stimulated with electrical pulse trains through single cochlear implant electrodes." — *Journal of the Acoustical Society of America* 98: 886-895.
- Schouten, J.F., 1970: "The residue revisited." — Sijthoff, A.W. (Ed.): *Frequency analysis and periodicity in hearing*. Leiden. Pp. 41-53.
- Schreiner, C.E., Langner, G. 1988: "Periodicity coding in the inferior colliculus of the cat. II. Topographical organization. — *Journal of Neurophysiology* 60: 1823-1840.
- Schreiner, C.E., Langner, G. 1997: "Laminar fine structure of frequency organization in auditory midbrain." — *Nature* 388: 383-386.
- Schulze, H., Langner G. 1997: "Periodicity coding in the primary auditory cortex of the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*): two different coding strategies for pitch and rhythm?" — *Journal of Comparative Physiology A* 181: 651-663.
- Shepard, R.N. 1982: "Structural Representations of Musical Pitch." — Diana Deutsch (Editor): *The Psychology of Music*. Orlando – San Diego – New York – London: Academic Press. Pp. 343-390.
- Terhardt, E. 1972: "Zur Tonhöhenwahrnehmung von Klängen. II. Ein Funktionschema. *Acustica* 26, 187-199.
- von Helmholtz, H. L. F. 1863: *Die Lehre von den Tonempfindungen*. Braunschweig: F. Vieweg & Sohn.
- Voutsas, K., Langner G., Adamy J., Ochse, M. 2005: "A brain-like neural network for periodicity analysis." — *IEEE Transactions of Systems, Man, and Cybernetics B: Cybernetics*: 35, 12-22.
- Wallhäusser-Franke E., Langner G. 2001: "Phantomgeräusche: Zentralnervöse Mechanismen von Tinnitus." — *Neuroforum* 1/01, 67-72.